Vestnik zoologii **32**(3): 70-76, 1998
© 1998 С. С. Крамаренко

УДК 594.38

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ОСОБЕЙ С ПАЛАТАЛЬНОЙ СКЛАДКОЙ У МОЛЛЮСКОВ РОДА *BREPHULOPSIS* (GASTROPODA, BULIMINIDAE)

С. С. Крамаренко

Областная санэпидстанция, ул. Лазурная, 1, 327058, г. Николаев-58, Украина

Получено 19 мая 1997

Географическая изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой у моллюсков рода *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae). Крамаренко С. С. — При изучении 139 локальных популяций крымских наземных моллюсков рода *Brephulopsis* было обнаружено, что географическая изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой в популяциях *B. bidens* и *B. cylindrica* может быть обусловлена мутационным процессом или межвидовой гибридизацией в области совместного распространения двух видов. Принимая во внимание высоко контагиозное распределение особей в популяции и их низкую локомоторную активность, можно предположить, что на частотное распределение особей с палатальной складкой влияют также и стохастические процессы (дрейф генов, эффект основателя и эффект "бутылочного горлышка").

Ключевые слова: наземные моллюски, *Brephulopsis*, палатальная складка, географическая изменчивость, Крым, Украина.

Geographical Variation in the Frequency of Individuals Having Apertural Barrier in Species of the Genus *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae). Kramarenko S. S. — Shown that geographical variation in frequency of individuals of the genus Brephulopsis with apertural barrier in different crimean populations may be explained by interspecific hybridization (between *B. cylindrica* and *B. bidens*) and/or by the mutation process in single populations. Since snails showed an aggregated dispersion and low level of the active dispersal, the shore of the individuals having apertural barrier from different populations may also depend on the random processes (genetic drift, founder effect and bottleneck effect).

Key words: land snail, *Brephulopsis*, apertural barrier, geographical variation, Crimea, Ukraine.

Введение

Наличие палатальной складки в глубине устья раковины является одним из важных таксономических признаков эндемичного для Крыма вида наземного моллюска *Brephulopsis bidens* (Krynickii, 1883), отличающих его от родственного *B. cylindrica* (Menke, 1828) (Шилейко, 1984). Однако еще И. И. Пузанов (1927) отмечал популяции *B. bidens*, у некоторых особей из которых эта складка полностью отсутствовала. Наоборот, в некоторых популяциях *B. cylindrica* встречались особи, несущие палатальную складку. Кроме того, на примере одной локальной популяции из окр. г. Симферополя нами была показана возможность интрогрессивной гибридизации между моллюсками *B. bidens* и *B. cylindrica*. При этом частота встречаемости особей с палатальной складкой, наряду с другими количественными и качественными признаками раковины, изменялась клинально на исследуемой территории (Крамаренко, Попов, 1993).

Данная работа посвящена выявлению возможных факторов, определяющих характер географической изменчивости частоты встречаемости особей с палатальной складкой в глубине устья среди 139 изученных популяций обоих видов на территории Крымского п-ова.

Материалы и методы

При изучении географической изменчивости частоты встречаемости особей с палатальной складкой у крымских наземных моллюсков рода *Brephulopsis* нами было проанализировано 100 вы-

борок *B. cylindrica* и 39 выборок *B. bidens* из локальных популяций, расположенных в различных природно-климатических регионах Крымского п-ова. Подробная характеристика выборок, а также методы анализа изменчивости конхологических признаков приведены в работе С. С. Крамаренко (1995).

Кроме того, 50 случайным образом отобранных выборок (31 — *B. cylindrica* и 19 — *B. bidens*) были использованы при проведении кластерного анализа на основе пяти морфометрических признаков раковины — высоты раковины, ширины раковины, высоты устья, ширины устья и числа оборотов, измеренных по методике, предложенной А. А. Шилейко (1984). Объединение выборок в кластеры производилось на основе метода Уорда с использованием пакета прикладных программ "CSS".

Вычисление стандартных статистических параметров проводилось на основе общепринятых методик (Лакин, 1980) с использованием пакета прикладных программ "STATGRAPHICS" (Компьютерная биометрика, 1990; Тюрин, Макаров, 1995).

Результаты и обсуждение

Для каждого из изученных видов характерен широкий размах межпопуляционной изменчивости доли особей с палатальной складкой (рис. 1). В 77 из 100 изученных локальных популяциях *B. cylindrica* вообще не встречались особи с устьевой арматурой, а среди оставшихся — частота встречаемости данного признака варьировала от 1,4 до 66,0%. Для *B. bidens* в 12 популяциях (из 39) частота встречаемости особей с палатальной складкой оказалась ниже 100% и значения ее варьировали от 55,6 до 98,2%.

Следует отметить, что чаще всего особи *B. cylindrica*, обладающие палатальной складкой, появляются в тех популяциях, которые попадают в границы распространения *B. bidens*; особенно это характерно для популяций из равнинной части Крымского п-ова (рис. 1). Поэтому с большой долей уверенности можно предположить, что появление особей с палатальной складкой в популяциях *B. cylindrica* является результатом межвидовой гибридизации, при которой степень выраженности данного признака (частота его встречаемости) имеет промежуточный для "родительских" видов характер. На возможность такой гибридизации указывает относительно невысокая степень различий среднепопуляционных значений размеров раковины между *B. cylindrica* и *B. bidens* в степной части Крыма (Крамаренко, 1995). Кроме того, о возможности протекания процесса гибридизации свидетельствует тот факт, что из 49 копулирующих пар, собранных в мае 1989 г. в г. Симферополе, 32 пары состояли только из особей *B. bidens*, 2 пары — *B. cylindrica*, а остальные 15 пар — из особей разных видов (Крамаренко, Попов, 1993). При этом тип формирования пар копулирующих особей (одновидовая или смешанная) носил случайный характер ($\chi^2 = 0,023$; $k = 1$; $p>0,8$).

В целом, для моллюсков *B. cylindrica* имеется достоверная отрицательная корреляция между степенью аридности климата и размерами раковины (особи с более крупными раковинами обитают в горном Крыму, а с более мелкими — в равнинном) (Крамаренко, 1995). Если предположить, что вероятность формирования участков межвидовой гибридизации повышается с понижением уровня различий по размерам раковины обоих видов (прежде всего, за счет снижения размеров раковины в популяциях *B. cylindrica*, расположенных в равнинной части Крымского п-ова), то среди изученных популяций этого вида должна наблюдаться корреляция между величиной раковины (например, среднепопуляционным значением ее высоты) и долей особей с палатальной складкой в этой популяции. Действительно, такая связь отмечается как для всех изученных популяций *B. cylindrica* в целом ($r = -0,39$; $n = 100$; $p<0,001$), так и для тех популяций, которые расположены в равнинном Крыму ($r = -0,45$; $n = 45$; $p<0,01$). Для популяций *B. cylindrica*, которые расположены в горной части Крымского п-ова, как и следовало ожидать, никакой корреляции между размерами раковины и долей особей с палатальной складкой не обнаружено ($r = -0,02$; $n = 55$; $p>0,1$).

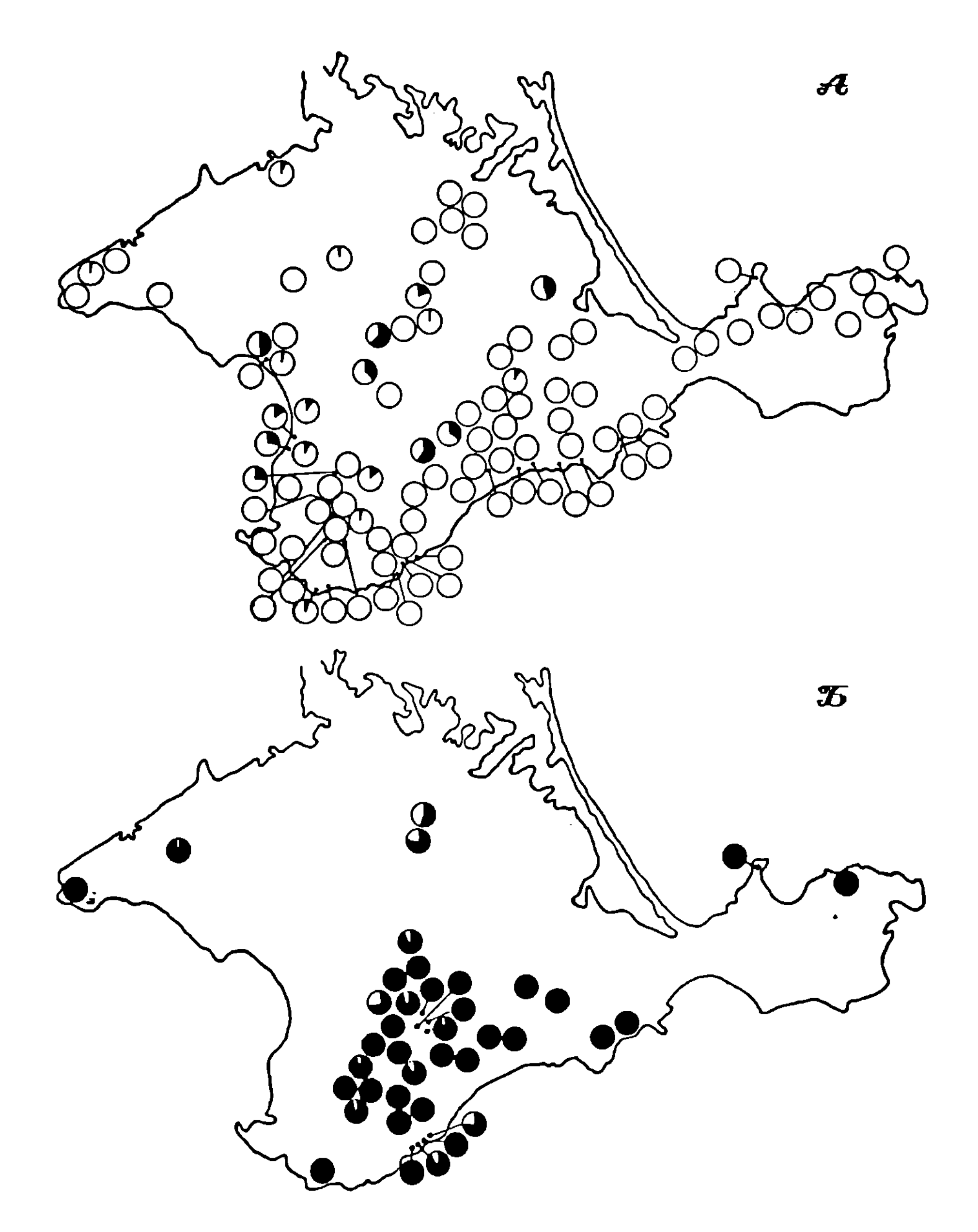


Рис. 1. Частота встречаемости особей с палатальной складкой устья в популяциях *B. cylindrica* (А) и *B. bidens* (Б) на территории Крымского п-ова (величина частоты встречаемости соответствует площади зачерненного сегмента круга).

Fig. 1. Distribution of shells with the aperturel borriіs in the crimean populations of *B. cylindrica* (A) and *B. bidens* (Б) (frequency of individuals with apertural barrier has been equaled to the area of black sector of the circle).

Для *B. bidens* никакой достоверной связи между величиной раковины и долей особей с палатальной складкой в изученных популяциях не обнаружено (r = = - 0,003; n = 39; p = 0,98).

При совместном анализе морфометрических признаков раковины для 50 выборок моллюсков рода *Brephulopsis* все изученные выборки распадаются на 4 больших кластера (рис. 2). В I и II кластеры попадают выборки только *B. cylindrica*, в IV — только *B. bidens*, а в III кластере оказались выборки как од-

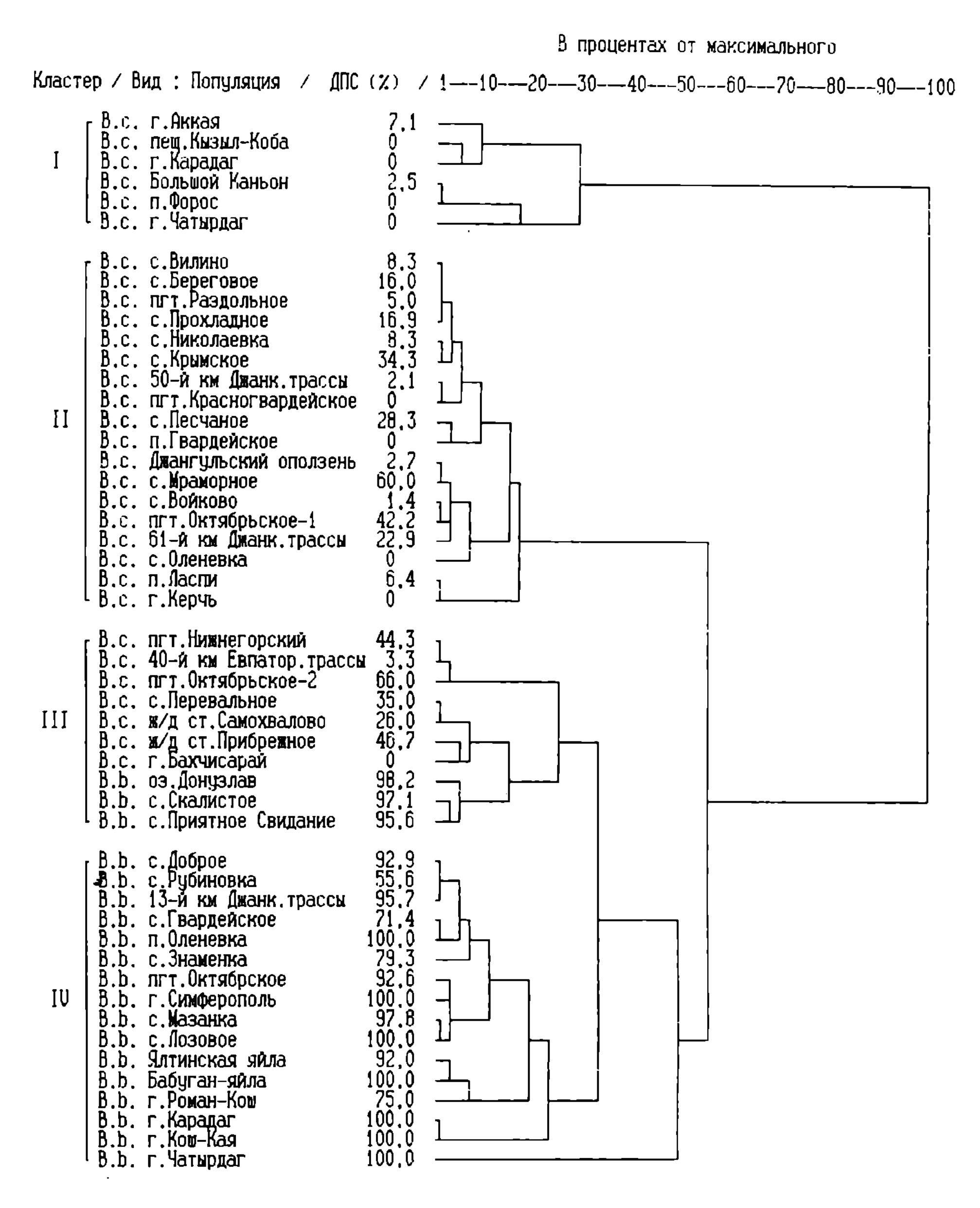


Рис. 2. Дендрограмма сходства на основе пяти морфометрических признаков раковины 50 локальных популяций моллюсков *B. cylindrica* (B. c.) и *B. bidens* (B. b.) из Крыма по 5 морфометрическим признакам раковины (объяснения в тексте) (ДПС — доля особей с палатальной складкой в глубине устья).

Fig. 2. A dendrogram of the similarity between 50 populations of the crimean land snail *B. cylindrica* (B. c.) and *B. bidens* (B. b.) based on five principal shell measurements (explanations in the text) (ДПС — frequency of individuals having apertural barrier).

ного, так и другого видов. При этом выборки *B. cylindrica*, попавшие в III кластер, оказываются морфологически ближе к *B. bidens* и характеризуются чаще всего наивысшими значениями показателя доли особей с палатальной складкой (рис. 2).

Возможно, значения частоты встречаемости данного признака в зонах контакта моллюсков разных видов рода *Brephulopsis* зависят от того, какой вид исходно обитал в данном месте. Занос другого вида мог происходить в процессе

человеческой деятельности, при которой перемещались большие объемы грунта (строительство автодорог, высаживание ветрозащитных лесополос и т. п.). Однако если для большинства популяций *B. bidens* частота встречаемости особей с палатальной складкой редко опускается ниже 90%, то для *B. cylindrica* значение данного показателя в некоторых популяциях поднимается до 40–60% (рис. 1, 2). Такое повышение может быть объяснено либо стохастическими процессами в этих популяциях (например, дрейфом генов), либо появлением некоторого селективного преимущества особей с палатальной складкой над особями, не имеющими ее (Goodfriend, 1986).

К. Эмбертон (Emberton,1982) при анализе межпопуляционной изменчивости таитянского наземного моллюска *Partula otaheitana* показал, что степень выраженности устьевой арматуры была достоверно положительно связана с количеством осадков и уровнем инсоляции в местах обитания изученных популяций. Однако, ни один из использованных нами гидроклиматических показателей (список этих показателей приведен в работе С. Крамаренко (1995) не оказывал достоверного влияния на характер географического распределения данного признака ни среди популяций *B. cylindrica*, ни среди популяций *B. bidens* (Крамаренко, 1995). Исключение составляет лишь наличие достоверной отрицательной связи между количеством безморозных дней в году и частотой встречаемости особей с палатальной складкой для изученных популяций *B. cylindrica* (коэффициент ранговой корреляции Спирмена: $rS = -0{,}20$; $n = 100$; $p = 0{,}04$).

Генетический дрейф и подобные ему стохастические процессы могут быть использованы для объяснения особенностей частотного распределения конхологических признаков только при наличии реальных знаний о популяционной биологии вида (Cain, 1983). Наиболее важными показателями являются эффективная численность популяции и/или размер соседства, базирующиеся на величинах плотности популяции (только половозрелой ее части) и миграционной активности особей в популяции (Wright, 1969; Baur, 1993). Для обоих видов рода *Brephulopsis* характерно высоко контагиозное распределение особей в пространстве.. При этом средняя плотность моллюсков может достигать несколько сот особей на 1 м^2 (а иногда и более 1000) (Livshits, 1983; Крамаренко, 1993, 1997). Важно, что для изученных видов характерны этапы резкого падения численности (плотности) особей в популяции; например, в одной изученной локальной популяции *B. cylindrica* уровень плотности за 2 года исследования понизился от 1160 ос/м^2 до 41 ос/м^2 (т. е., более чем в 28 раз) (Крамаренко, 1997). Оба вида характеризуются относительно невысоким уровнем локомотрной активности — среднее расстояние перемещения особей *B. bidens* за 20 дней составляло $0{,}60 \pm 0{,}07$ м ($n = 720$), а максимальное расстояние удаления меченых улиток от точки выпуска за этот срок не превышало 3,0 м (Livshits, 1985). При этом на случайном участке площадью 100 м^2 было расположено около 300 мелких колоний *B. bidens*, занимающих территорию от 0,04 до 0,5 м^2. Среднее число особей в таких колониях варьировало от 25,6 до 46,6 в различные годы исследования (Livshits, 1983). Для одной изученной локальной популяции *B. cylindrica* размер соседства составлял около 440–750 особей (в различные месяцы исследования), а территория соседства могла быть охарактеризована площадью круга с радиусом в 0,87–1,30 м. При этом среднее расстояние перемещения меченых улиток за двухнедельный отрезок времени составляло $0{,}60 \pm 0{,}04$ м ($n = 118$). Несмотря на то, что некоторые улитки были способны покрывать расстояния в 2 м и больше за данный отрезок времени, 83% всех меченых улиток перемещались на расстояния меньшие, чем радиус территории соседства (Крамаренко, 1997). Все это свидетельствует о том, что в популяциях моллюсков рода *Brephulopsis* могут иметь место стохастические процессы, которые способны влиять на частотное распределение особей с палатальной складкой. В работе Б. Покрышко

(Pokryszko, 1990) было показано, что некоторые закономерности демонстрируют возможность действия эффекта основателя на частотное распределение отдельных вариаций устьевой арматуры среди изученых популяций моллюсков рода *Vertigo*.

Нельзя не отметить, что особи с палатальной складкой могут появляться и в тех популяциях *B. cylindrica*, близ которых не отмечено ни одной особи *B. bidens*. Это прежде всего популяции *B. cylindrica*, расположенные на юго-западном побережье Крымского п-ова (с. Вилино, Береговое, Николаевка, Песчаное — выборки, вошедшие во II кластер) (рис. 2). И наоборот, частота встречаемости данного признака понижается в тех популяциях *B. bidens*, для которых межвидовая гибридизация невозможна из-за резких различий по размерам раковины и, соответственно, аллометрически связанных с ними размеров различных отделов совокупительного аппарата (Крамаренко, 1996). Это прежде всего популяции из горного Крыма (для *B. bidens* — выборки из Ялтинской и Бабуган-яйлы, вошедшие в IV кластер; для *B. cylindrica* — все выборки, вошедшие в I кластер) (рис. 2). По всей видимости, данные случаи можно объяснить только с позиции мутационного процесса. В таком случае общий морфотип раковины не должен различаться у особей, несущих палатальную складку и лишенных ее, в отличие от случаев межвидовой гибридизации, когда размеры раковины гибридных особей и коррелятивные связи значительно отличаются от таковых у "родительских" видов (Крамаренко, Попов, 1993).

Эта гипотеза была проверена на примере 2 популяций *B. cylindrica* из различных частей Крыма. Одна из них (окр. железнодорожной станции Самохвалово, Бахчисарайский р-н) располагалась в зоне, где популяции *B. bidens* полностью отсутствовали, а вторая (пгт. Октябрьское, Красногвардейский р-н) — в зоне распространения обоих видов. Как видно из таблицы, различия между особями *B. cylindrica*, имеющими различный фенотип, были недостоверными по всем использованным морфологическим признакам раковины (высота раковины, ширина раковины, отношение натуральных логарифмов высоты и ширины раковины) лишь для Самохвалинской популяции, в отличие от популяции из пгт. Октябрьское. Кроме того, несмотря на значительные различия по абсолютным размерам, особи *B. cylindrica* без палатальной складки из Октябрьской популяции были близки к Самохваловским по индексу формы раковины (табл. 1).

Характерным признаком формирования зон интрогрессивной гибридизации является значительное повышение уровня изменчивости морфологических па-

Таблица 1. Показатели конхологической изменчивости двух различных фенотипических групп *B. cylindrica* из двух популяций в Крыму

Table 1. Variation of shell characters of the 2 phenotipical groups of land snail *B. cylindrica* in 2 different crimean populations

Признаки раковины	С палатальной складкой			Без палатальной складки			В целом для популяции			Критерий Стьюдента t_{st}
	n	X ± S	CV, %	n	X ± S	CV, %	n	X ± S	CV, %	
Железнодорожная станция "Самохвалово" (доля особей с палатальной складкой: p±Sp=26,0±5,7 5)										
Высота раковины	15	15,40±0,34	8,43	45	15,74±0,19	8,08	60	15,65±0,17	8,22	-0,87
Ширина раковины	15	5,85±0,13	8,65	45	5,86±0,05	5,65	60	5,87±0,05	6,53	-0,14
Форма раковины	15	1,55±0,01	3,38	45	1,56±0,01	3,24	60	1,56±0,01	3,28	-0,71
Пгт. Октябрьское (доля особей с палатальной складкой: p ± Sp = 66,0 ± 4,7 5)										
Высота раковины	44	16,05±0,15	6,33	56	17,88±0,17	6,84	100	17,04±0,15	8,54	-8,06*
Ширина раковины	44	5,58±0,06	7,48	56	6,39±0,06	6,46	100	6,01±0,06	9,62	-9,53*
Форма раковины	44	1,62±0,01	3,36	56	1,56±0,01	3,18	100	1,59±0,01	3,79	4,29*

Примечание: значения критерия Стьюдента (t_{st}) расчитаны между конхологическими признаками моллюсков различных фенотипических групп (с палатальной складкой и без нее). Знаком (*) отмечены статистически достоверные значения критерия Стьюдента.

раметров для гибридов (Майр, 1968). Как видно при сравнении коэффициентов вариации конхологических показателей отдельно для каждой фенотипической группы, так и для всей выборки в целом, уровень изменчивости для обобщенных данных повышается лишь для популяции из пгт. Октябрьское, тогда как для моллюсков *B. cylindrica* из окр. железнодорожной станции Самохвалово значения коэффициентов вариации морфологических признаков были сходными как для каждой фенотипической группы, так и для всей популяции в целом.

Таким образом, в первой популяции (выборка из окр. ж/д станции Самохвалово) появление палатальной складки никак не отразилось на общей морфологии раковины особей *B. cylindrica*, а в другой (выборка из пгт. Октябрьское) — особи, несущие палатальную складку и лишенные ее имели различный морфотип.

Обобщая все вышесказанное, можно сделать заключение, что основными факторами, обусловливающими географическую изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой в глубине устья среди наземных моллюсков рода *Brephulopsis,* являются межвидовая гибридизация и мутационный процесс. Учитывая высоко контагиозный тип пространственного распределения особей в популяциях при относительно невысоком уровне миграторной активности на частотное распределение данного признака могут оказывать значительное влияние и такие стохастические процессы, как дрейф генов, эффект основателя или эффект "бутылочного горлышка".

Компьютерная биометрика / Под ред. В. Н. Носова. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.

Крамаренко С. С. Сезонная изменчивость размерно-возрастной структуры популяции Brephulopsis bidens из окрестностей г. Симферополя // Актуальные вопросы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья. — Симферополь, 1993. — С. 195—199.

Крамаренко С. С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода Brephulopsis Lindholm (Gastropoda, Pulmonata; Buliminidae): Дис... канд.биол.наук. — Киев, 1995. — 125 с.

Крамаренко С. С. Новые данные о межпопуляционной изменчивости половой системы наземных моллюсков Brephulopsis cylindrica (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Зоол. журн. — 1996. — **75**, № 9. — С. 1430—1433.

Крамаренко С. С. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков Brephulopsis cylindrica (Gastropoda, Buliminidae) // Вестн. зоологии. — 1997. — № 4. — С. 51—54.

Крамаренко С. С., Попов В. Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода Brephulopsis Lindholm, 1925 (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) в зоне интрогрессивной гибридизации // Журн. общ. биол. — 1993. — **54**. — С. 682—690.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. школа, 1980. — 293 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 600 с.

Пузанов И. И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. III. Состав, распределение и генезис Крымской малакофауны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1927. — **36**. — С. 221—282.

Тюрин Ю. Н., Макаров А. А. Анализ данных на компьютере / Под ред. В. Э. Фигурнова. — М.: ИНФРА—М, Финансы и статистика, 1995. — 384 с.

Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. — Л.: Наука, 1984. — Т. 3, вып. 3. — № 130. — 399 с.

Baur B. Population structure, dispersal and neighbourhood size in Arianta arbustorum (Linnaeus,1758) (Pulmonata: Helicidae) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. — 1993. — 94/95 B. — P. 307—321.

Cain A. J. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations // Mollusca.— N.Y. et al.: Academic Press,1 983. — V.6. Ecology. — P. 597—647.

Emberton K. C. Environment and shell shape in the Tahitian land snail Partula otaheitana // Malacologia. — 1982. — **23**. — P. 23—35.

Goodfriend G. A. Variation in land—snail shell form and size and its causes: A review // Syst. Zool. — 1986. — **35**. — P. 204—223.

Livshits G. M. Ecology of terrestrial snail (Brephulopsis bidens): age composition, population density and spatial distribution of individuals // J. Zool. — 1983. — **199**. — P. 433—446.

Livshits G. M. Ecology of terrestrial snail Brephulopsis bidens (Pulmonata, Enidae): mortality, burrowing and migratory activity // Malacologia. — 1985. — **26**. — P. 213—223.

Pokryszko B. M. The Vertiginidae of Poland (Gastropoda: Pulmonata: Pupilloidea) — a systematic monograph // Annales Zoologici. — 1990. — **43**. — P. 133—256.

Wright S. Evolution and genetics of populations. Vol. II. The theory of gene frequencies. — Chicago: Chicago University Press, 1969.